第35卷 第1期　　　昆 虫 学 报　　　Vol. 35, No. 1
1992年2月　　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　　Feb., 1992

饲料含氮量对棉铃虫发育和繁殖的影响*

龚佩瑜　李秀珍
（中国科学院动物研究所，北京　100080）

摘要　分别用含氮量为1.48%、2.31%、2.89%和3.64%的人工饲料和嫩棉铃饲养棉铃虫(*Heliothis armigera*)，测定6龄幼虫对食物和氮的利用效率，并研究饲料氮对棉铃虫发育和繁殖的影响。结果表明，随饲料含氮量的增加，幼虫发育历期减短，6龄幼虫的干重和食物利用率均有所增加，虫体和虫粪的含氮量增高。当饲料含氮量从1.48%增加到2.89%时，氮累积速率（NAR）增长了45%，氮利用率（NUR）增加16%，种群增长指数增加65%。饲料氮从2.89%增至3.64%，NAR值不变，NUR值和种群增长指数分别下降25%和10%。饲料含氮量在1.48%和2.89%之间时，正是棉铃中含氮量变化的幅度，在这幅度间对棉铃虫发育繁殖的影响最大。饲料含氮量在2.31%至2.89%时，是幼虫生长发育最适宜的范围，成虫繁殖力最强。这是它对寄主作物长期适应的结果。饲料含氮量过高或过低对棉铃虫的发育和繁殖都是不利的。

关键词　棉铃虫　氮利用　发育　繁殖

棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner) 是我国主要的棉花害虫之一。近年来，棉铃虫的发生、为害普遍加重。其原因是多方面的，一种普遍的看法是，由于过分强调化学防治，杀伤了大量的天敌，造成生态平衡失调。此外从营养的角度看，70年代以来随农业生产水平的提高，化肥使用量增加，尤其是氮肥的使用，使棉株长势良好，棉花产量提高。与此同时，以棉铃为主要食物的棉铃虫为害有加重趋势。孟祥玲等在1962年就报道了棉花长势强的棉田，棉铃虫有卵株率和有虫株率明显高于长势弱的棉田。国外Adkisson(1958)曾报道谷实夜蛾 *Heliothis zea* 幼虫数在高氮区比低氮区多。我们用盆栽棉花的实验结果也表明，氮肥使用量多，使棉叶和棉铃含氮量增加，取食的棉铃虫处于更好的生长状态（曾益良等，1982）。我们也曾在饲料含氮量不变的条件下，测定了各龄幼虫对食物中氮的利用效率（吴坤君等，1988）。

本文研究取食不同含氮量饲料的棉铃虫对食物和氮的利用，分析这些饲料的氮含量对棉铃虫发育和繁殖的影响。

材料和方法

用紫云英-麦胚人工饲料（吴坤君，1985）连续饲养的棉铃虫作为试验虫源。

幼虫在玻璃指形管中单独饲养。1龄和2龄用紫云英-麦胚人工饲料喂养。3龄以后饲喂不同含氮量的玉米粉-麦胚人工饲料，以酵母粉和纤维素粉调节各组饲料的含氮量（表1）。另设对照组，用花后11—14天的嫩棉铃饲养幼虫。老熟幼虫在土中化蛹。成虫喂10%的蜂蜜水。试验在26°±1°C、14—16小时/天光照下进行。6龄幼虫第一天、第四

本文于1989年8月收到。
* 本项研究得到马世骏教授的指导，特此致谢。

表 1　人工饲料成分

饲料成分＼组别	I	II	III	IV
玉米粉(克)	60	60	60	60
麦胚粉(克)	60	60	60	60
酵母粉(克)	8	24	40	56
纤维素(克)	50	34	18	2
琼脂(克)	15	15	15	15
尼泊金(克)	2	2	2	2
山梨酸(克)	1	1	1	1
VC (克)	4	4	4	4
水(毫升)	800	800	800	800
N%	1.48	2.31	2.89	3.64

天和化蛹第二天称鲜重。用同样条件下饲养的虫源测定 6 龄第一天和第四天的幼虫及粪便的含水量。样品在 80℃ 烘干。测定各样品的含氮量及粪便的尿酸含量。 含氮量按凯氏法(中国土壤学会土壤分析专业委员会编，1974)测定。尿酸用磷钨酸比色法测定(上海市医学化验所主编，1979)。

成虫配对放入 10 × 10 桅灯罩内饲养，每组 12 对蛾，计算产卵量。每对蛾取产卵第二天的受精卵 200 粒，分放 10 个指形管中测定卵的孵化率。

为叙述方便，文中使用术语：

$$\text{近似消化率 AD} = \frac{\text{取食量}-\text{排泄量}}{\text{取食量}}$$

$$\text{粗生长效率 ECI} = \frac{\text{虫体增加的生物量}}{\text{取食量}}$$

$$\text{净生长效率 ECD} = \frac{\text{虫体增加的生物量}}{\text{取食量}-\text{排泄量}}$$

$$\text{氮累积速率 NAR} = \frac{\dfrac{\text{幼虫增加氮(毫克)}}{\text{幼虫平均干重(毫克)}}}{\text{历期(天)}}$$

$$\text{氮消耗速率 NCR} = \frac{\dfrac{\text{幼虫摄入氮(毫克)}}{\text{幼虫平均干重(毫克)}}}{\text{历期(天)}}$$

$$\text{氮排泄速率 NER} = \frac{\dfrac{\text{幼虫排出氮(毫克)}}{\text{幼虫平均干重(毫克)}}}{\text{历期(天)}}$$

$$\text{氮利用率 NUR} = \frac{\text{N累积速率}}{\text{N消耗速率}}$$

文中重量为 6 龄幼虫第一天和第四天的平均干重。

结 果 和 分 析

(一) 饲料含氮量对棉铃虫发育和存活的影响

表 2 饲料含氮量对棉铃虫发育和繁殖的影响

饲料含氮量(%)	1.48	2.31	2.89	3.64	2.0(对照)
幼虫历期(天，n＝80)	18.8±0.22[a]	14.4±0.26[b]	14.1±0.21[c]	14.0±0.21[d]	13.1±0.32[e]
6 龄四天幼虫干重(毫克 n＝20)	73.5±2.66[a]	118.0±3.35[b]	123.2±3.26[c]	124.5±2.93[c]	104.6±4.07[d]
雌蛹鲜重(毫克，n＝20)	228.2±8.99[a]	308.6±12.78[b]	329.3±12.33[c]	335.5±7.99[c]	319.9±9.17[d]
雌蛹期(天，n＝20)	12.8±0.39[a]	12.4±0.36[b]	13.1±0.26[c]	13.2±0.22[c]	13.2±0.21[c]
1 龄至羽化存活率(%)	78.0	80.0	83.0	79.5	87.0
平均产卵量(粒，n＝10)	758.7±76.89[a]	1117.4±54.32[b]	1213.0±60.48[c]	1158.6±63.52[bc]	1183.5±56.54[c]
孵化率(%，n＝20)	58.5±1.61[a]	64.8±2.02[b]	69.7±1.91[c]	69.9±1.39[c]	80.0±1.61[d]
种群增长指数	177.7	289.6	350.9	321.9	411.8

行内数据右上角字母用于表示根据 t 检验的结果，如有相同字母表示两数据相比较 t 检验 0.01 水平内无显著差异。n 为实验用虫的个体数。表 3、4 用法相同。

从表 2 可见幼虫取食含氮率为 2.31% 的饲料时，6 龄幼虫的干重和雌蛹鲜重分别比取食饲料含氮率为 1.48% 时增加 60% 和 35%，幼虫历期缩短 4.4 天。饲料的含氮率继续增加到 2.89% 和 3.64% 时，幼虫历期变化不大，6 龄幼虫和雌蛹重量增加也较少(10% 以下)。虽然饲料含氮量对存活率影响不大，但饲料氮从 1.48% 到 2.89%，存活率呈上升趋势，饲料含氮量为 3.64% 时，存活率下降。

(二) 饲料氮对繁殖的影响

幼虫取食含氮率为 2.31% 的人工饲料时，成虫产卵量和卵孵化率分别比取食含氮率为 1.48% 人工饲料时提高 50% 和 10%。取食饲料含氮率为 3.64% 时与取食 2.89% 的相比，产卵量有所下降，但不显著。

种群增长指数是环境因素对种群数量变化的综合指标，是指繁殖一代后增翻的倍数。幼虫取食含氮率 2.31% 饲料的种群增长指数比取食 1.48% 的增长 63%。而取食 3.64% 的种群增长指数比取食 2.89% 的减少近 10%。结果说明饲料含氮量对棉铃虫的种群数量变动是有影响的。

(三) 饲料氮对幼虫食物利用的影响

幼虫大部分的摄食和生长发生在倒数第二龄和末龄 ($\bar{X}=58\%$ 范围 39—85%) (Waldbauer, 1968)。因此，此时营养参数大致可以代表整个幼虫期营养参数。我们以 6 龄幼虫最初三天来计算各营养参数。

幼虫取食含氮率各为 1.48%、2.31%、2.89% 的人工饲料时，幼虫取食速率、排泄速率都随饲料含氮量的增加而减少。幼虫增长速率在饲料含氮率为 2.31% 时最高。饲料含氮率达 3.64% 时，这三项参数基本没有变化(表 3)。

表 3　饲料含氮量对6龄幼虫食物利用的影响

饲料含氮量(%)	1.48	2.31	2.89	3.64	2.0(对照)
取食速率(毫克/毫克/天)	2.63±0.06[a]	2.05±0.07[b]	1.69±0.04[c]	1.79±0.03[c]	3.71±0.08[d]
排泄速率(毫克/毫克/天)	1.57±0.05[a]	1.16±0.03[b]	0.86±0.02[c]	0.87±0.02[c]	1.86±0.08[d]
增长速率(毫克/毫克/天)	0.94±0.01[a]	1.18±0.02[b]	1.14±0.02[c]	1.13±0.01[c]	1.23±0.04[d]
AD(%)	40.04±1.25[a]	44.99±1.08[b]	49.11±1.21[c]	51.26±1.26[d]	49.95±1.25[e]
ECI(%)	12.10±0.26[a]	18.75±0.49[b]	22.51±0.70[c]	20.13±0.37[d]	11.13±0.23[e]
ECD(%)	30.84±1.44[a]	41.53±1.69[b]	46.80±2.42[c]	41.84±1.56[b]	22.49±0.77[d]

n = 15

食物的近似消化率（AD）随幼虫取食饲料的含氮率提高而上升。但上升的幅度逐渐减小（12%→9%→4%）。取食饲料氮 2.31% 的幼虫粗生长率(ECI)和净生长率（ECD）分别比取食饲料氮 1.48%的幼虫增加 35% 和 55%。幼虫取食含氮率 2.89% 的饲料，ECI 和 ECD 只分别增加 13% 和 20%。食物含氮量为 3.64% 时，ECI 和 ECD 都比取食 2.89% 时下降。虽然饲料氮为 2.89% 时，幼虫的 AD，ECI 和 ECD 均比其他组高，但饲料氮从 1.48% 增至 2.31% 时，这些值增长的幅度最大。

（四）幼虫对食物氮的利用

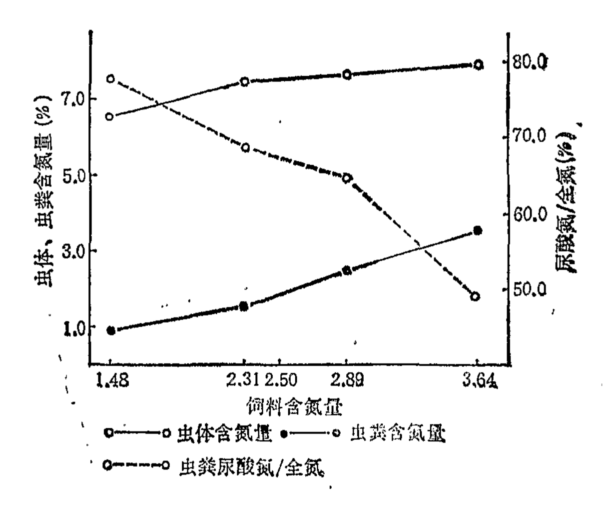


图 1　取食不同含氮量饲料的幼虫虫体、虫粪含氮量及尿酸氮/全氮的变化

○—○虫体含氮量　●—●虫粪含氮量

○----○虫粪尿酸氮/全氮

随饲料含氮量的增加，6 龄幼虫体和粪便的含氮量都相应增加(图1)。幼虫的氮代谢速率也随之上升。人工饲料含氮量从 1.48% 增加到 2.31%，取食幼虫的氮消耗速率 NCR、氮排泄速率 NER 和氮累积速率 NAR 分别增高 24%、29% 和 43%，氮利用率则增加了 16%。饲料氮从 2.31% 增加到 2.89% 时，除 NER 增加外，NCR 和NAR都几乎没变；NUR稍有下降，但不显著。饲料氮为 3.64% 时，NUR 比 2.89% 组下降 25%(表 4)。饲料氮从 1.48% 增加到 2.31%，虫体含氮量、幼虫的氮代谢速率及氮利用率都增加最多。

根据粪便中尿酸含量的分析，尿酸氮随饲料含氮量的增加而递增，而尿酸氮与粪便中全氮的比值逐渐下降（图 1）。尿酸是昆虫氮代谢排泄物的主要成分，由于粪便中未消化的含氮物增加，所以尿酸氮与粪便全氮的比值降低。以上结果说明：幼虫对食物氮的吸收和利用是有一定限度的，摄取氮过多时，多余的氮随其他废物一起排出体外。

表4 6龄幼虫对食物氮的利用

饲料含氮量(%)	1.48	2.31	2.89	3.64	2.0(对照)
NCR (毫克/毫克/天)	0.0387±0.0009[a]	0.0480±0.0013[b]	0.0488±0.0012[b]	0.0651±0.0012[c]	0.0743±0.0016[d]
NER (毫克/毫克/天)	0.0141±0.0004[a]	0.0183±0.0004[b]	0.0216±0.0005[c]	0.0314±0.0008[d]	0.0305±0.0012[e]
NAR (毫克/毫克/天)	0.0207±0.0003[a]	0.0295±0.0007[b]	0.0295±0.0006[b]	0.0297±0.0008[b]	0.0323±0.0010[c]
NUR (毫克/毫克/天)	53.33±0.94[a]	61.82±1.89[b]	60.90±1.76[b]	45.86±0.81[c]	43.56±0.92[d]

讨 论

蛋白质经常作为植食性昆虫的营养界限(White, 1978; Scriber, 1981; Schroeder, 1986)。为研究较大幅度的饲料氮变化对棉铃虫发育和繁殖的影响，我们采用了玉米粉-麦胚人工饲料。在国外改变人工饲料的含氮量一般采用添加酪蛋白的方法，但在棉铃虫的饲料中添加酪蛋白后，棉铃虫生长缓慢，这可能是由于酪蛋白缺乏某种棉铃虫所必需的氨基酸，或者是酪蛋白中有的氨基酸对棉铃虫有害，Rodriguez (1972) 报道过某些氨基酸对一些昆虫有害的结果。因此，我们改用变动饲料酵母用量来调节含氮量。这个方法在增加酵母量时，不仅增加了含氮量，同时也增加了其他成分如碳水化合物及维生素的含量，但从本实验要求的角度，这种不足之处也有其有利的一面。因为棉田中氮肥的增加除了使棉株含氮量增加外，也改善了植株的营养条件，提高叶绿体含量，增强叶片光合作用能力，有利于碳水化合物的积累，同时增加了维生素的含量。从某种意义上说，这更接近于棉田的实际情况。

对昆虫发育繁殖而言，饲料含氮量多少的利弊很多学者都作了研究。Scriber (1981) 调查发现：“在最少 115 种不同的研究中，昆虫的为害、生长、生殖力或数量随植物氮增加而增加”。而 Rodriguez (1972) 评述：“至少 44 种实验昆虫因高浓度氮损害使植食性虫口减少，或虫口随低氮增加”。钦俊德(1980)指出：植物对昆虫的营养效应，其本身营养成分的含量与比例是一个因素，昆虫对它的取食和消化利用是另一个因素。在试验中取食低氮饲料(1.48%)的幼虫 AD、ECI 和 ECD 都较低，幼虫期长，产卵少。在田间，延长的幼虫期使幼虫较长时间地暴露在不适宜的环境条件下，增加了遇到自然天敌的危险。生长历期的延长又引起季节世代交替数减少，较低的产卵力也会使种群水平下降。当棉铃虫取食含氮量较高的饲料(2.31%，2.89%)时，幼虫的 AD，ECI 和 ECD 以及氮代谢速率都比较高(表 3、4)。因此它们的个体大，积累的营养物质也较多，虫体的全氮含量比取食饲料氮为 1.48% 时增加了 20%。意味着体内贮存蛋白质增加，这不仅有利于幼虫的生长，而且在成虫期表现出更高的繁殖力(表 2)，从而提高了种群水平。但饲料含氮量高达 3.64% 时，幼虫 ECI 和 ECD 降低，成虫产卵量减少。试验说明，饲料氮的变化不仅影响棉铃虫的发育和繁殖，而且影响它的种群数量水平。食物氮的增加也不总是有利的。这可能是由于过量的氮增加了新陈代谢的负担，幼虫需要排泄过剩的氮而引起渗透不平衡的结果 (Schroeder, 1986)。House(1965) 认为营养不平衡可以成为控制虫口的破坏

力。

棉铃虫3、4龄后钻入棉铃取食，钦俊德等(1962)确认含糖和水分较多的寄主植物器官对幼虫有较好的营养效应。棉铃有丰富的蛋白质、可溶性糖，是幼虫适宜的天然饲料。随棉铃含氮量的增加，取食幼虫发育状况更为良好(曾益良等，1982)。试验中饲料含氮量为1.48%时稍高于不施肥棉田的棉铃含氮量，饲料氮为2.89%则相当于80公斤/亩硫酸铵的棉田中棉铃含氮量。饲料氮为3.64%时，是棉田中的棉铃不大可能达到的。从农村的实际情况看，植棉不施肥是不可能的，如果以平均每亩施用10公斤硫酸铵计算，棉铃含氮量约为1.9%左右，此时棉铃虫的种群增长指数约为230，高肥田以每亩施肥80公斤计(这在目前也是不大可能的)，棉铃含氮2.13%，种群增长指数低于290，比前者高20%左右。从以上数据分析，施氮肥的多少对棉铃虫的繁殖指数虽有影响，但不是很大，似乎不应成为棉铃虫猖獗的直接主要原因。但施肥量的增加使棉株长势良好，棉铃蛋白质含量增加，棉铃虫形成的蛹大，导致越冬蛹死亡率降低，次春棉铃虫的繁殖力必然比较强。通过以上途径可能会使高肥棉田的棉铃虫发生数量增加。此外，高肥田的叶片浓绿，昆虫对颜色的视觉反应虽不能用来辨识适宜的食料植物，但有可能在咬食时对化学刺激产生增效作用(钦俊德，1980)。此外，由于高肥田的幼虫个体大，取食量也大，使被为害的棉铃数增加，因而加重了对棉株的为害程度，影响了棉花的产量。

本试验的结果说明，人工饲料含氮量在1.48%至2.89%范围内，对棉铃虫发育和繁殖的影响最大，这正是棉铃中含氮量变化的幅度(曾益良等，1982)，而饲料含氮量在2.31%至2.89%之间时，幼虫对食物和氮的消化利用率都较高，生长发育最好，成虫繁殖力最强，这是棉铃虫对寄主作物长期适应的结果。棉铃虫对氮的需求有一定的限度，饲料氮过高或过低都不利于它的发育和繁殖。

参　考　文　献

上海市医学化验所主编　1979　临床生化检验。上海科学技术出版社　上册106—8页。
中国土壤学会分析专业委员会编　1974　土壤常规分析方法。科学出版社　35—40页。
吴坤君　1985　棉铃虫的紫云英-麦胚人工饲料。昆虫学报 27(2)：128—35。
吴坤君、龚佩瑜、李秀珍　1988　棉铃虫对氮的消耗和利用。昆虫学报 31(1)：1—7。
曾益良、龚佩瑜、娄立荣、张梅林　1982　施氮量对棉株和棉铃虫的影响。昆虫学报 25(1)：16—23。
孟祥玲、张广学、任时珍　1962　棉铃虫生物学进一步研究。昆虫学报 11(1)：71—81。
钦俊德、李丽英、魏定义、王振东　1962　关于棉铃虫食性和营养的某些特点。昆虫学报 11(4)：327—40。
钦俊德　1980　植食性昆虫食性的生理基础。昆虫学报 23(1)：106—22。
House, H. L. 1965 Effects of low levels of the nutrient content of a food and the nutrition of a phytophagous larva, *Celerio euphorbiae* (Linnaeus) (Lepidoptera: Sphingidae). *Can. Entomol.* 97: 62—68.
Rodriguez, J. G. 1972 Insect and mite nutrition: significance and implications in ecology and pest management. Amsterdam: Elsevier-North Holland 651—702.
Schroeder, L. A. 1986 Protein limitation of a tree leaf feeding lepidopteran. *Entomol. Exp. Appl.* 41: 115—20.
Scriber, J. M. & F. Slansky 1981 The nutritional ecology of immature insect. *Ann. Rev. Entomol.* 26: 181—211.
Waldbauer, G. P. 1968 The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.* 5: 229—88.
White, T. C. R. 1978 The Importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecology* 33: 71—86.

EFFECTS OF DIETARY NITROGEN ON DEVELOPMENT AND FECUNDITY OF THE COTTON BOLLWORM, *HELIOTHIS ARMIGERA* (HÜBNER)

GONG PEI-YU LI XIU-ZHEN
(*Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing* 100080)

The utilization and effects of dietary nitrogen on development and fecundity of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner), were studied by rearing the larvae on either young cotton bolls or artificial diets in which the nitrogen content was adjusted to be 1.48%, 2.31%, 2.89% and 3.64%, respectively. The results indicated that approximate digestibility, total nitrogen content and dry weight in the sixth instar larvae increased with dietary nitrogen. When dietary nitrogen was increased from 1.48% to 2.31%, nitrogen accumulation rate (NAR), nitrogen utilization efficiency (NUR) and index of population growth increased by 45%, 16% and 65%, respectively, and the larvae developed relatively fast. When nitrogen content was increased from 2.89% to 3.64%, NAR did not change while NUR and index of population growth decreased by 25% and 10%, respectively. Most favourable effect on fecundity of the cotton bollworm would be attained when nitrogen content of the diet was within range between 1.48% and 2.89%, which is just the nitrogen content trend in the cotton bolls. It is clear from these results that either too high or too low dietary nitrogen content will produce unfavorable effects on development and fecundity of the cotton bollworm.

Key words *Heliothis armigera* (Hübner) —— utilization of nitrogen —— development ——fecundity